Petrov, B.; Zivković, S. (1971): Zur Kenntnis der *Pitymys liechtensteini* Wettstein, 1927 (Rodentia, Mammalia) in Jugoslawien. Arh. biol. nauk., Beograd, **23**, 31—32.
Winking, H.; Niethammer, J. (1970): Der Karyotyp der beiden kleinen iberischen *Pitymys*-Arten (Mammalia, Rodentia). Bonn. zool. Beitr. **21**, 284—289.
Saint Girons, M.-C. (1975): Les mammifères de France et du Benelux (faune marine exceptée). Paris: Doin.

Anschriften der Verfasser: Dr. Gerhard Storch, Forschungs-Institut Senckenberg, Senckenberg-Anlage 25, D-6000 Frankfurt a. M.; Dr. Heinz Winking, Institut für Pathologie der Medizinischen Hochschule, Kronsforder Allee 71—73, D-2400 Lübeck

Der rudimentäre hintere Extremitätengürtel des Pottwals (*Physeter macrocephalus* Linnaeus, 1758), seine Variabilität und Wachstumsallometrie

Von Petra Deimer

Institut für Hydrobiologie und Fischereiwissenschaft der Universität Hamburg

Eingang des Ms. 8. 3. 1976

Einleitung

Die Säugetiere haben sich bekanntlich im Mesozoikum aus landlebenden Reptilien entwickelt, und es besteht kein Zweifel, daß vorwiegend oder rein aquatisch lebende Säuger sekundär zum Wasserleben übergegangen sind. Unter diesen nehmen Wale eine besonders extreme Stellung ein, insofern, als sie ausgesprochene Hochseeformen entwickelt haben. Damit geht eine erhebliche Umkonstruktion des Säugeorganismus einher. Die horizontale Schwanzflosse dient als Hauptlokomotionsorgan und der hintere Extremitätengürtel ist bis auf in der Rumpfmuskulatur verborgene Knochenelemente reduziert.

Bereits seit Darwin (1872) ist bekannt, daß sich degenerative Merkmale vor konstruktiven, also adaptiven Merkmalen im engeren Sinne durch eine erhöhte Variabilität auszeichnen. Nach bisherigen Befunden scheinen auch die Hinterextremitäten der Wale variabel zu sein. Diese sind in ihrer heutigen Beschaffenheit nach einer Phase rasch fortschreitender Rückbildung im Eozän seit dem Oligozän, also seit etwa 30 bis 40 Millionen Jahren, weitgehend unverändert übernommen worden. Die Frage ist, ob der Reduktionsprozeß zum Stillstand gekommen ist, wobei die Größen- und Formvariabilität der Beckenrudimente weiter besteht.

Z. Säugetierkunde 42 (1977) 88—101
© 1977 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

Morphologie der Hinterextremität

Wale weisen bekanntlich keinen eigentlichen Beckengürtel, sondern lediglich rudimentäre Beckenknochenelemente auf, die im wesentlichen seitens folgender Autoren beschrieben werden: STRUTHERS (1881, 1893), ABEL (1907), VAN DEINSE (1931, 1954), GRIEG (1904), PERRIN (1972), BERZIN (1972), VAN BREE (1973), HEYERDAHL (1973), DE SMET (1975).

Die langgestreckten Rudimente sind gerade bis deutlich gekrümmt, im Querschnitt rundlich bis abgeflacht, von Anfang bis Ende entweder von gleicher Stärke oder aber trommelschlägelförmig, spatel- oder sogar schaufelförmig (Abb. 1, 2, 3). Vielfach haben sie ihre größte Breitenausdehnung auch im mittleren Bereich (Abb. 2a, 3a). Beim herangewachsenen geschlechtsreifen Tier bestehen die Rudimente des hinteren Extremitätengürtels in der Regel aus einem einheitlichen Knochenelement, dem allerdings an den Enden etwas Knorpelsubstanz ansitzen kann (Abb. 1, 3c). Nur in Ausnahmefällen macht die Knorpelsubstanz den größeren Teil der Rudimente aus. Allerdings scheinen die Beckenrudimente mancher weiblicher Tiere des Genus *Mesoplodon* niemals zu verknöchern (DE SMET 1975).

Die Reduktion des Beckengürtels scheint bei den Zahnwalen ungleich weiter fortgeschritten zu sein als bei den Bartenwalen. Insgesamt läßt sich sagen, daß die Rudimente lediglich stabförmig sind, wobei sie gerade, einfach gebogen oder mehrfach gekrümmt sein können (ABEL 1907; VAN DEINSE 1954; PERRIN 1972; VAN BREE 1973; DE SMET 1975).

Vielfach finden sich, insbesondere im lateralen Bereich und teilweise durch Ligamente mit dem Hauptteil verbunden, weitere ein bis zwei erheblich kleinere Knorpel- oder Knochenreste von rundlicher, keulen- oder auch hantelförmiger Gestalt (Abb. 1, 2d, e, 3c).

Ganz allgemein wird der Hauptteil bzw. der alleinige Teil des Rudimentes als Überrest des Beckens angesehen, während die manchmal vorkommenden anhängenden Knorpel- bzw. Knochenstücke als Extremitätenreste, und zwar als Femur bzw. Femur + Tibia, gedeutet werden (STRUTHERS 1881, 1893; ABEL 1907). Zwar läßt das einheitliche, vorwiegend knöcherne Beckenrudiment kaum mehr mit Sicherheit eine Entscheidung zu, welche Beckenteile (Ischium, Ilium, Pubicum) darin eingegangen sind, aber ABEL (1907) nimmt an, daß sich zwei oder sogar alle drei der ursprünglichen Beckenknochen sozusagen nahtlos in dem Rudiment vereinigen. ABEL (1907) begründet seine Interpretation damit, daß sich der heutige Zustand des Beckenrudimentes mit Hilfe einer phylogenetischen Reihe zur Beckenreduktion der Sirenen ableiten läßt, wobei Ilium, Ischium und Pubicum in das letztlich stabförmige Knochenrudiment eingehen.

Material und Methoden

Im nordatlanischen Bereich wird der Pottwalfang fast nur noch von wenigen Landfangstationen aus betrieben. Aufgrund eines besonderen Entgegenkommens des Kommandanten E. REIS von der Walfangstation Caniçal, Madeira, und aufgrund der freundlichen Vermittlung durch Herrn G. MAUL, Direktor des Museo Municipal von Funchal, Madeira, konnten in der Zeit von Oktober 1973 bis August 1974 82 Beckenknochen von 41 frischgefangenen Tieren entnommen werden. Die Wale wurden von motorgetriebenen Langbooten aus mit Handharpunen und Lanzen erlegt. Vor der Verarbeitung wurde mit einem Bandmaß zunächst die Normallänge (vom Vorderrand des Rostrums bis zum Einschnitt der Fluke) in gerader Linie gemessen (PETERS 1938). Anschließend wurde mit einem jederseits halbkreisförmigen tiefen Schnitt mit Hilfe eines Flensmessers die äußere Genitalöffnung bis zu einer Tiefe von 50 cm entnommen. Die Becken liegen in diesem Stück jederseits der Medianlinie von Muskel- und Fasermaterial derart eingeschlossen, daß sie mit ihrem Hinterende die Grenze zwischen der 10 bis 20 cm starken Blubberschicht erreichen, am Vorderende aber durch eine ähnlich starke Schicht von Muskulatur von der Speckschicht getrennt bleiben

(Abb. 7). Durch vorsichtiges Präparieren wurden die Weichteile in etwa zweistündiger Arbeit von den Skelettelementen entfernt. Dabei war es nicht immer möglich, eindeutig zwischen dem festen, die Knochen einschließenden Fasermaterial und den an beiden Enden aufsitzenden Knorpelkappen zu unterscheiden, so daß diese nur unvollständig präpariert werden konnten. Aus dem gleichen Grunde mögen ebenfalls einige knorpelige Femurrudimente verlorengegangen sein. Jedes präparierte Knochenpaar wurde sofort markiert und mit den Längen- und geschätzten Altersangaben und unter Eintragung des Geschlechtes protokolliert. Danach wurden die Knochen oberflächlich getrocknet, aber keineswegs entfettet, so daß Form- und Größenveränderungen der teilweise spongiösen Knochen vermieden werden konnten. In diesem Zustand wurden die Knochen jeweils von verschiedener Seite photographiert und außerdem in ihrer geraden Linie vermessen. Bei letzterem blieben gelegentlich vorhandene flache Knorpelkappen unberücksichtigt. Exakte Altersbestimmungen (Zahl der Corpora lutea, nach Jonsgård 1969; Zahl der Dentinschichten, nach Nishiwaki und Yagi 1954 und Nishiwaki et al. 1958) ließen sich leider nicht vornehmen, da es das Aufarbeiten der Tiere in unzumutbarer Weise verzögert hätte.

Morphologie und Größenvariabilität des Pottwalbeckens

Die Gestalt des Pottwalbeckens ist ungewöhnlich variabel (Abb. 1, 2, 3). Das ist vor allem durch den wechselhaften Durchmesser und die vielfältige Krümmung bzw. Verdrehung des Knochens bedingt. Generell aber kann man sagen, daß das Hinterende breiter bzw. massiver ist als das Vorderende, d. h. der Knochen verjüngt sich nach vorne. Dementsprechend sind die Rudimente keulen-, spatel- oder trommelschlägelförmig. Allerdings zeigt das Becken in einigen Fällen eine Form, die an diejenige des Finnwalbeckens erinnert (Struthers 1893; Abel 1907), d. h. es ist durch einen ventrolateralen Höcker in einen vorderen schlanken Abschnitt und einen hinteren massiveren, meist abgeplatteten Abschnitt unterteilt (Abb. 1). Diese Gestalt erlaubt es, im Vergleich zu den Bartenwalen, eine nähere Bezeichnung der Einzelabschnitte vorzunehmen, nämlich den vorderen schlanken Abschnitt als Ilium, den hinteren breiten als Ischium und den Höcker als Pubicum zu bezeichnen (Abel 1907). Vor allem auch bei den von Abel (1907) beschriebenen Exemplaren läßt sich diese Untergliederung vornehmen, wobei die Knochen außerdem außen konvex und innen konkav sind, also einen gleichartigen, wenn auch manchmal schärferen Bogen als beim Finnwal beschreiben. Besonders in solchen Fällen kommt zu der durch die vorwiegend dorsoventrale Abplattung der Knochen entstandenen Zweikantigkeit im Bereich des Iliumendes eine dorsale (stumpfe) Kante hinzu, so daß der Knochen hier dreikantig wird.

Wenn auch das Pubicum wie bei Bartenwalen und manchen Pottwalexemplaren sich noch deutlich ausprägt, so ist es doch immer von allen drei Teilelementen das am stärksten reduzierte und wird beim Pottwal über einen kaum mehr erkennbaren Höcker schließlich völlig rückgebildet (Abb. 2a, b, 3a, c und Abb. 2c, e, 3b, d).

Abel (1907) beschreibt an einem der von ihm untersuchten Rudimente, das ihm lediglich in Form von photographischen Abbildungen vorgelegen hat, ein ungewöhnlich großes Acetabulum, nicht in dem Winkel zwischen Ilium und Pubicum, sondern zwischen Ischium und Pubicum, dessen „Grenzen scharf sind“ und das „schlüsselförmig vertieft ist“. An diesem Acetabulum soll jeweils ein knöchernes Femurrudiment eingelenkt gewesen sein, das in seiner Längserstreckung unter die Ventralseite des Knochens eingeschlagen und rostrad ausgerichtet war. An dem dieser Arbeit zugrundeliegenden Material läßt sich in keinem Fall ein Rest des Acetabulums mit einiger Sicherheit beobachten, auch wenn häufig Femurrudimente gefunden werden, die spongiös verknöchert oder nur knorpelig vorkommen (Abb. 1, 2d, e, 3c). Solche größeren verknöcherten Femurrudimente werden aber insbesondere dann beobachtet, wenn das Pubicum völlig verschwunden ist (Abb. 2d, e). Außerdem befinden sich diese in ihrer normalen Lage in bezug auf das Femurrudiment nicht ventral, sondern dorsolateral, meist nahe dem Hinterende (Abb. 1).

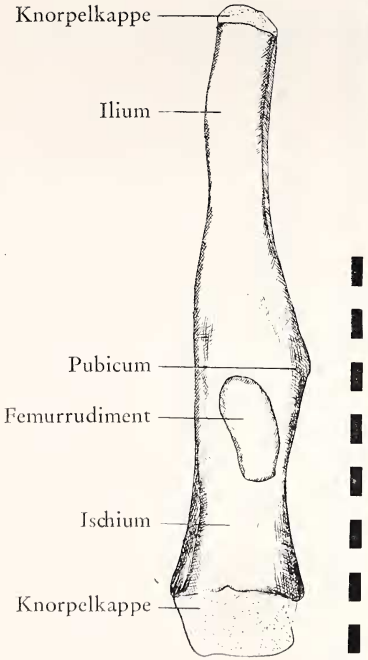

Abb. 1. Zeichnung eines rechten männlichen Beckenknochens mit Knorpelkappen und aufsitzendem Femurrudiment (von lateral)

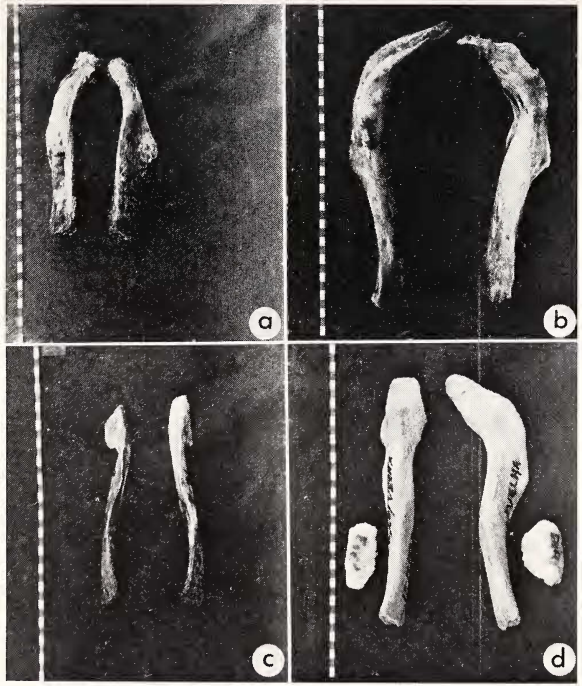

Abb. 2. Photographische Darstellungen von 4 männlichen Beckenknochenpaaren in natürlicher Körperlage von dorsal. *a* (Nr. 22 in Tab. 1): Ilium, Ischium und Pubicum sind im Sinne Abels (1907) erkennbar. *b* (Nr. 16 in Tab. 1): Die Knochen sind stark gekrümmt. *c* (Nr. 8 in Tab. 1): Dorsal verläuft eine scharfe Kante, das Pubicum ist völlig rückgebildet. *d* (Nr. 5 in Tab. 1): Neben den extrem spongiösen Beckenknochen ist jeweils ein Femurrudiment ausgebildet.

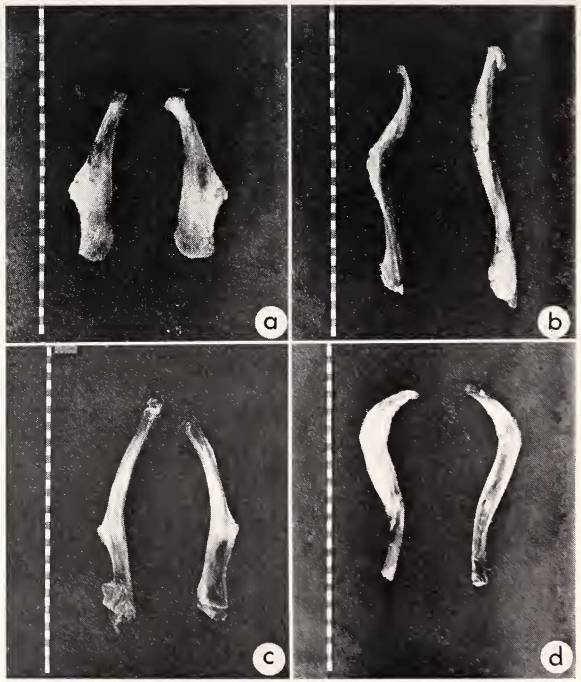

Abb. 3. Photographische Darstellungen von 4 weiblichen Beckenknochenpaaren in natürlicher Körperlage von dorsal. *a* (Nr. 9 in Tab. 2): Ilium, Ischium und Pubicum sind im Sinne Abels (1907) erkennbar (vgl. Abb. 2a). *b* (Nr. 7 in Tab. 2): Der linke Knochen ist stark gekrümmt und beide sind verdreht. *c* (Nr. 2 in Tab. 2): Den Ischia sitzen Knorpelkappen auf und das linke Ischium trägt ein ansitzendes Femurrudiment (vgl. Abb. 1) *d* (Nr. 8 in Tab. 2): Die Knochen sind stark gekrümmt und Einzelabschnitte sind nicht zu erkennen.

Bei vergleichender Betrachtung der Beckenrudimente von Männchen (Abb. 2) und Weibchen (Abb. 3) sind bezüglich der Gestalt keine eindeutigen geschlechtsgebundenen Unterschiede festzustellen. Dies schließt nicht völlig aus, daß feinere Unterschiede zwischen den Geschlechtern dennoch bestehen, die sich allein mit dem Auge aber nicht erfassen lassen. Immerhin wird Geschlechtsdimorphismus bei Foeten von *Balaenoptera musculus* und *Balaenoptera physalus* (Hosokawa 1951), bei Eubalaena glacialis (Omura et al. 1971), bei *Balaenoptera acutorostrata* (Heyerdahl 1973), bei *Phocoena phocoena* (van Bree 1973) und bei *Mesoplodon* (De Smet 1975) angenommen.

Von den 25 gefangenen und vermessenen Pottwalmännchen waren 23 mehr als 10 m groß und dürften nach Nishiwaki et al. (1958) und nach Berzin (1972) als vollkommen geschlechtsreif angesehen werden. Das gleiche gilt für die erbeuteten Weibchen von in jedem Falle mehr als 8,50 m Normallänge. Lediglich zwei Männchen (8,50 m und 8,70 m) sind von einer Größe, die sie wohl noch nicht als geschlechtsreif ausweist. Bei allen diesen Tieren waren die Beckenrudimente weitgehend verknöchert, d. h. in der Länge der Beckenrudimente machten die Knorpelkappen nur 5 bis 10% aus, weshalb die Größe des Restknorpels also kaum in auffälliger Weise von der Größe der Tiere abhängig sein kann.

Setzt man die Länge der Beckenknochen in Beziehung zur Größe der Tiere, so ist zu erkennen, daß trotz einer erheblichen Streuung der Beckengröße diese mit dem Längenwachstum der Tiere deutlich zunimmt (Abb. 4, 5). Erwartungsgemäß erfolgt das Wachstum von Körper (x) und Beckenrudiment (y) in annähernd konstanten Proportionen und läßt sich demnach durch die Allometriegleichung $y = b \cdot x^a$ bzw. im doppellogarithmischen Koordinatensystem durch eine Gerade von der Gleichung $\log y = \log b + a \log x$ beschreiben. Dabei gibt die Allometriekonstante a die relative Wachstumsgeschwindigkeit an, indem sie die Steigerung der Geraden bezeichnet; die Konstante b bestimmt die Größe von y, wenn $x = 1$.

Es wurden nach Formel

$$b = \frac{\varepsilon y - a \varepsilon x}{n} \; ; \quad a = \frac{n \varepsilon x y - (\varepsilon x)(\varepsilon y)}{n \varepsilon x^2 - (\varepsilon x)^2}$$

die Allometriegeraden (Regressionsgeraden) für folgende Gruppen berechnet (Standardprogramm Wang 700, 1970)[1]:

Männchen, rechtes Rudiment	(Tab. 1, Abb. 4)
Männchen, linkes Rudiment	(Tab. 1, Abb. 4)
Weibchen, rechtes Rudiment	(Tab. 2, Abb. 5)
Weibchen, linkes Rudiment	(Tab. 2, Abb. 5)
Männchen insgesamt	(Tab. 1, Abb. 6)
Weibchen insgesamt	(Tab. 2, Abb. 6)

In allen Fällen besteht eine signifikante Korrelation zwischen Becken- und Körpergröße (Tab. 1, 2). Dabei weichen die beiden jeweiligen Geraden für Männchen rechts, links bzw. Weibchen rechts, links kaum voneinander ab, d. h. sie sind nicht signifikant verschieden ($p > 0{,}5$) (Abb. 4, 5). Es besteht also bezüglich der Größe des Beckenrudimentes keinerlei Asymmetrie, wie sie von Abel (1907) insbesondere für den Finnwal vermutet worden ist.

Dagegen scheint ein geschlechtsgebundener Unterschied im Wachstum der Beckenrudimente durchaus möglich zu sein. In dem vermessenen Größenbereich, also bei (fast) geschlechtsreifen Tieren, wachsen die Beckenrudimente, nach den berechneten Allo-

[1] In die Berechnung sind zusätzlich 4 Tiere eingegangen, deren Maße der Literatur (Abel 1907; Ogawa und Kamiya 1957) entnommen wurden und als solche sowohl in den Abbildungen als auch in den Tabellen kenntlich gemacht worden sind.

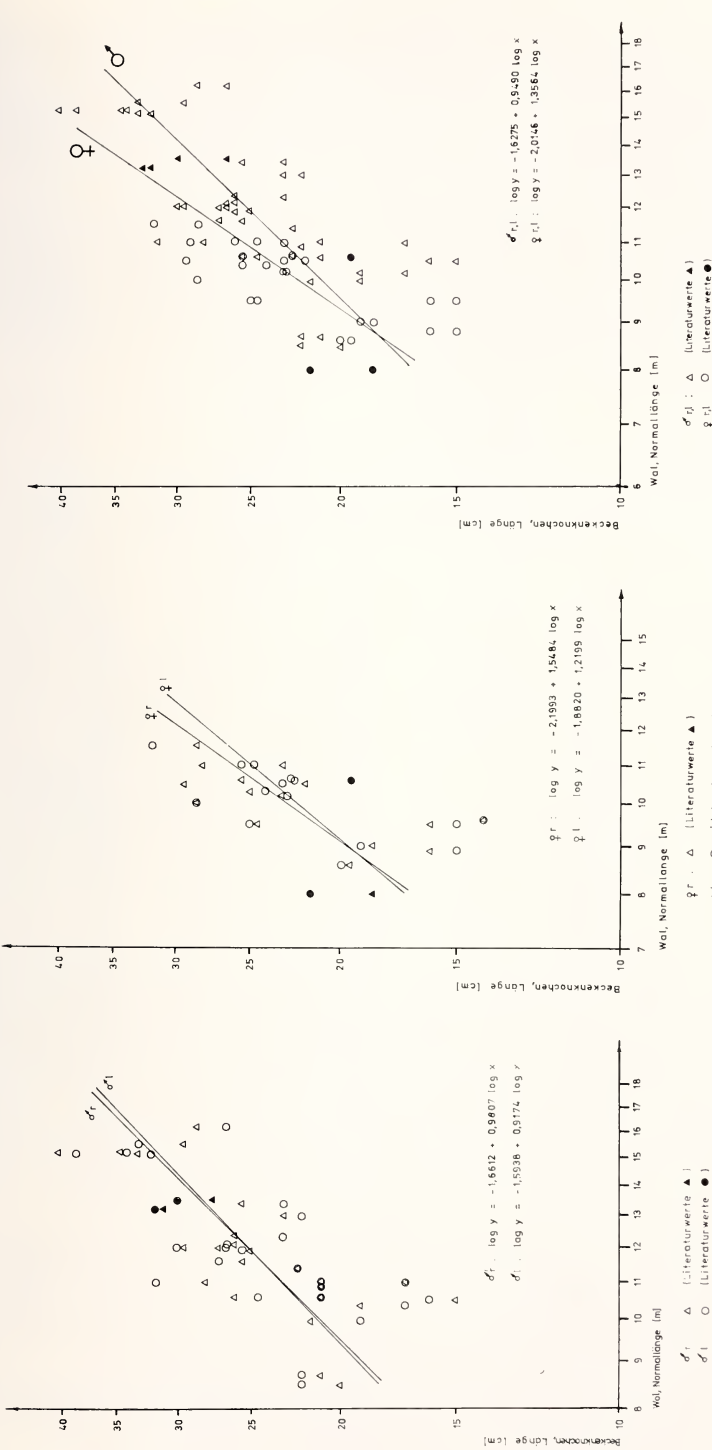

Abb. 4 (links). Darstellung der Allometriegeraden für rechte (r) und linke (l) Länge der Beckenknochen (y) in Relation zur Normallänge (x) der Männchen. Die Steigungen der Geraden (r, l) sind nicht signifikant verschieden ($p > 0{,}5$). — *Abb. 5 (Mitte).* Darstellung der Allometriegeraden für rechte (r) und linke (l) Länge der Beckenknochen (y) in Relation zur Normallänge (x) der Weibchen. Die Steigungen der Geraden (r, l) sind nicht signifikant verschieden ($p > 0{,}5$). — *Abb. 6 (rechts).* Darstellung der Allometriegeraden für die Länge der Beckenknochen insgesamt (r+l) (y) in Relation zur Normallänge (x) der Männchen und Weibchen. Die Steigungen der Geraden (♂, ♀) sind nicht signifikant verschieden ($p > 0{,}5$)

metriegeraden zu urteilen, bei den Männchen nahezu isometrisch oder genauer gesagt schwach negativ allometrisch (a = 0,95) im Vergleich zur Körperlänge. Bei den Weibchen aber nehmen die Hüftbeine erheblich schneller an Größe zu, verändern sich nämlich deutlich positiv allometrisch (a = 1,36). Bei 11 m großen Tieren sind demnach die Hüftbeine der Weibchen um durchschnittlich ca. 10 % größer als die der Männchen (Tab. 1, 2, Abb. 6).

Allerdings ergibt eine statistische Prüfung, daß die Steigerungen der Allometriegeraden von Männchen und Weibchen (insgesamt) ebenfalls nicht signifikant verschieden sind ($p > 0,5$). Inwieweit dies lediglich auf ein statistisch gesehen unzureichendes Material zurückgeht, läßt sich nicht entscheiden. Es sei aber an dieser Stelle noch einmal daran erinnert, daß sich auch hinsichtlich der Form keinerlei augenfällige geschlechtsgebundene Unterschiede finden lassen.

Tabelle 1

Gemessene Daten der Männchen

Nr. (♀♀)	Normallänge (x) m	Beckenlänge (y_1) rechts cm	Beckenlänge (y_2) links cm
1	10,50	15,0	16,0
2	10,60	21,0	21,0
3	11,60	25,5	27,0
4	15,20	34,5	34,0
5	16,20	28,5	26,5
6	12,30	26,0	23,0
7	12,10	26,0	26,5
8	13,00	23,0	22,0
9	13,40	25,5	23,0
10	10,00	21,5	19,0
11	11,00	17,0	17,0
12	10,90	22,0	22,0
13	11,40	22,5	22,5
14	10,40	19,0	17,0
15	11,90	25,0	26,0
16	15,50	29,5	33,0
17	15,20	40,3	38,5
18[1]	13,20	32,0	32,7
19[1]	13,50	27,5	30,0
20	11,00	28,0	31,5
21	12,00	27,0	26,5
22	11,00	21,0	21,0
23	10,60	25,5	24,5
24	12,00	29,5	30,0
25	8,50	20,0	22,0
26	8,70	21,0	22,0
27	15,10	33,0	32,0
$ny_1 + ny_2 = 54$		$ny_1 = 27$	$ny_2 = 27$
$a = 1,6275$		$a = 1,6612$	$a = 1,5938$
$b = 0,9490$		$b = 0,9807$	$b = 0,9174$
$t = 7,1994$		$t = 5,5628$	$t = 4,5237$
$p < 0,001$		$p < 0,001$	$p < 0,001$

[1] Literaturwerte aus Abel 1907

Tabelle 2

Gemessene Daten der Weibchen

Nr. (♂♂)	Normallänge (x) m	Beckenlänge (y_1) rechts cm	Beckenlänge (y_2) links cm
1	10,00	28,5	28,5
2	10,30	25,0	24,0
3	10,50	21,8	23,0
4	10,50	29,4	—
5	11,50	28,5	31,9
6	10,20	23,1	22,9
7	11,00	29,1	24,6
8	10,60	22,6	22,6
9	9,00	18,4	19,0
10[1]	8,00	18,5	21,5
11	11,00	23,0	26,0
12[2]	10,60	—	19,5
13	10,60	25,5	22,5
14	9,60	14,0	14,0
15	9,50	24,5	25,0
16	8,80	16,0	15,0
17	8,60	19,5	20,0
18	9,50	16,0	15,0
$ny_1 + ny_2 = 34$		$ny_1 = 17$	$ny_2 = 17$
$a = 2{,}0146$		$a = 2{,}1993$	$a = 1{,}8820$
$b = 1{,}3564$		$b = 1{,}5484$	$b = 1{,}2199$
$t = 4{,}1937$		$t = 3{,}4892$	$t = 2{,}4686$
$p < 0{,}001$		$p < 0{,}005$	$p < 0{,}025$

[1] Literaturwert aus Abel 1907
[2] Literaturwert aus Ogawa 1953

Muskelinsertion

Mit der Reduktion des Hinterextremitätengürtels ist natürlich die Rückbildung der dazugehörigen Muskulatur verbunden. Die gesamte zur Beinlokomotion gehörige Muskulatur fehlt bei den Walen völlig (Slijper 1936), wenn man von gelegentlichen Atavismen absieht, die neben einer Vermehrung der Skelettelemente auch zumindest die rudimentäre Ausbildung von einigen Muskeln, Nerven und Gefäßen beinhalten (Ogawa und Kamiya 1957). Bei den landlebenden Säugetieren dient das Becken außer als Ursprung der Beinmuskulatur auch als Ansatz für Muskeln verschiedener, nicht lokomotorischer Funktionen. Bei den Walen hat nun die Umkonstruktion der

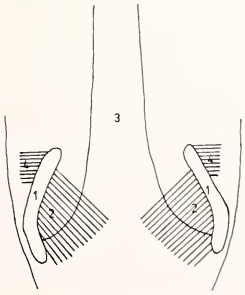

Abb. 7. Schemazeichnung eines männlichen Adultus mit Beckenknochen in natürlicher Körperlage (von dorsal). 1 = Beckenknochen; 2 = *Musculus ischiocavernosus*, die *Crura penis* bedeckend; 3 = Penis; 4 = lateral verlaufende Muskulatur

Abb. 8. Zeichnung der Beckenregion (rechte Seite) eines präparierten 46,2 cm großen männlichen Embryos (vgl. Abb. 9). 1 = Beckenknochen; 2 = *M. ischiocavernosus;* 3 = Penis; 4 = Anus; 5 = *M. levator ani;* 6 = *M. retractor penis;* 7 = Hoden

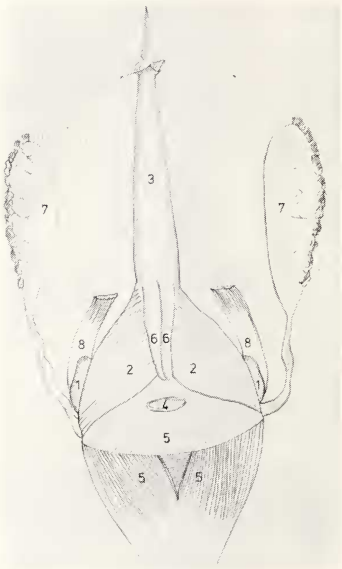

Abb. 9. Zeichnung der Beckenregion (Genitalregion) eines präparierten 46,2 cm großen männlichen Embryos (von ventral) (vgl. Abb. 8). 1 = Beckenknochen; 2 = *M. ischiocavernosus;* 3 = Penis; 4 = Anus; 5 = *M. levator ani;* 6 = *M. retractor penis;* 7 = Hoden; 8 = Sehne des *M. rectus abdominis*

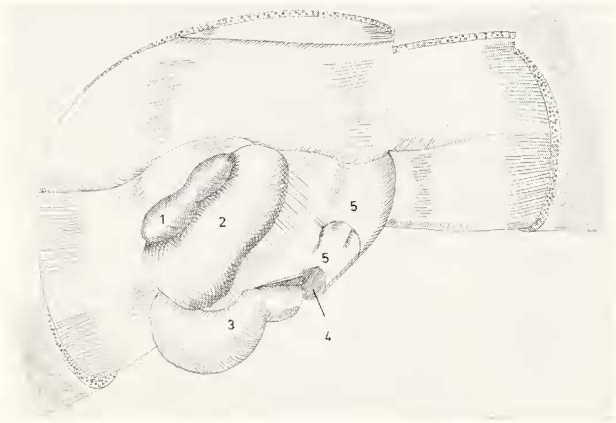

Abb. 10. Zeichnung der Beckenregion (linke Seite) eines präparierten 29 cm großen weiblichen Embryos. Erklärung der Ziffern: 1 = Beckenknochen; 2 = *M. erector clitoridis;* 3 = Clitoris; 4 = Anus; 5 = *M. levator ani*

Landsäugermorphologie zum torpedoartigen Schwimmkörper auch zu einer völligen Veränderung im Muskelapparat geführt (SLIJPER 1936). Durch den Auftrieb des Körpers im Wasser sind mancherlei Stützfunktionen der Muskulatur einerseits überflüssig geworden, andererseits hat sich als Hauptantrieb eine mächtige Schwanzmuskulatur entwickelt. Dies hat vermutlich das Becken als Widerpart vieler Muskeln überflüssig bzw. sogar ungeeignet werden lassen.

Nach wie vor steht das Becken in Beziehung zum Genitalapparat (STRUTHERS 1881, 1893; SLIJPER 1936; HARRISON 1969; GREEN 1972; BERZIN 1972). Beim Männchen beginnen die Crura penis am hinteren medianen Teil der beiden Beckenknochen (Abb. 7). Dabei werden sie von dem Musculus ischiocavernosus (M. erector penis) eingeschlossen. Dieser flächige Muskel entspringt über die gesamte Länge der Hüftbeinrudimente (STRUTHERS 1881; GREEN 1972) (Abb. 8, 9). Er findet sich in etwa gleicher Größe und gleichem Verlauf bei den Weibchen, wo er entsprechend seiner Funktion Musculus erector clitoridis genannt wird (NICKEL-SCHUMMER-SEIFERLE 1960) (Abb. 10). Außerdem wird das Becken noch von dem Musculus levator ani berührt, der von der Schwanzwirbelsäule herkommt, den Anus einschließt und sich hier mit dem Musculus sphincter ani vereinigt (SLIJPER 1936). Bei den Mystacoceti und beim Pottwal von den Odontoceti soll außerdem der Musculus rectus abdominis, der in der ventralen Medianen verläuft und im Bereich des Urogenitalapparates zur Schwanzwirbelsäule zieht, über eine sich abspaltende Sehne mit dem Hüftbeinrudiment in Verbindung treten (SLIJPER 1936) (Abb. 9).

Embryonalentwicklung

Die Ontogenese der Extremitäten der Wale, insbesondere der Hinterextremitäten, ist vorwiegend an Finnwal, Blauwal (HOSOKAWA 1951), Buckelwal (OGAWA 1953) und verschiedenen Delphinen (OGAWA 1953; HOSOKAWA 1955; SINCLAIR 1962) untersucht worden und kann hier durch eigene Beobachtungen am Pottwal ergänzt werden. In allen Fällen wird beobachtet, daß sich Vorder- und Hinterextremitäten auf dem frühesten Stadium ihrer Entstehung in grundsätzlich gleicher Weise anlegen (SLIJPER 1952). Bei einem 15 mm langen, also sehr jungen Walembryo findet man Vorder- und Hinterextremität als rundliche, aber doch schon leicht spatelförmig dorsoventral abgeflachte Extremitätenknospen angelegt. Allerdings bleiben die Hinterextremitäten schon in der Anlage größenmäßig hinter den Vorderextremitäten zurück.

Das frühe Wachstum der Vorderextremität ist im wesentlichen positiv allometrisch und entspricht über eine gewisse Strecke völlig dem landlebender Säuger, d. h. es gliedert sich zunächst von der Extremitätenknospe durch eine quere Ringfurche ein Handkomplex von einem Ober-Unterarmkomplex ab. Erst von diesem Stadium ab divergiert die Entwicklung von landlebenden Säugetieren und Walen. Während bei den Landsäugern Ober- und Unterarm zu langen hebelartigen Gliedern werden, bleiben diese beiden Teile der Walextremität sehr kurz und gedrungen. Die distale Aufgliederung der Handfläche bleibt bei den Walen im Ansatz stecken und verschwindet schließlich wieder, woraus sich die glattrandige flossenartige Vorderextremität ergibt.

Die von Beginn an bestehende Größendiskrepanz zwischen der vorderen und der hinteren Extremitätenknospe der Wale wird mit der Entwicklung des Embryos immer deutlicher. Die Extremitäten bleiben im Wachstum immer mehr zurück. Das umliegende Körpergewebe wächst offenbar erheblich schneller als die Extremitätenknospen. Das demnach stark negativ allometrische Wachstum der Hinterextremitäten führt sehr bald dazu, daß sie sich nicht mehr über die Körperoberfläche erheben, d. h. keine erhabenen Anlagen mehr bestehen. Bereits bei einem 25 mm großen Pottwalembryo sind keine Extremitäten mehr von außen zu beobachten. Die weitere relativ geringe

Differenzierung der Hinterextremitäten geschieht unter der eigentlichen glatten Körperoberfläche. Bei einem 29 cm großen Pottwalembryo ließ sich in dem betreffenden Bereich lediglich ein länglich-ovoides Knorpelstück von 5 mm Länge entdecken (Abb. 10). Wenn man davon ausgeht, daß die Differenzierung des Beckengürtelrudimentes in der gleichen Weise geschieht wie bei den Vorderextremitäten, nämlich von proximal nach distal, so könnte man vermuten, daß es sich hierbei bereits um das unaufgegliederte Hüftbeinrudiment handelt. Ein sich ausbildender Femur dürfte dann erst deutlich später in Erscheinung treten. Ältere Embryonen (Größe 35,5 cm, 46,2 cm, 56 cm), die schon über längere Zeit fixiert gewesen waren, ließen bei der Präparation, möglicherweise wegen der Härte des Materials, keine weiteren Details erkennen (Abb. 8, 9).

Diskussion

Aufgrund der vorstehend geschilderten Befunde am Pottwal lassen sich zur ontogenetischen Entwicklung der Hinterextremitäten folgende verallgemeinernde Angaben machen: die erste Anlage der Hinterextremitäten geschieht gleichzeitig mit der Ausbildung der vorderen Extremitätenknospen. Allerdings bleiben die hinteren Extremitätenknospen bereits in der Anlage größenmäßig deutlich (ca. um die Hälfte) gegenüber den Vorderextremitäten zurück. Der von Beginn an bestehende Größenunterschied wird mit der Entwicklung des Embryos immer stärker. Die hinteren Extremitätenanlagen wachsen sogar langsamer als das umliegende Gewebe und lassen sich deshalb bereits bei nur wenige Zentimeter großen Embryonen äußerlich nicht mehr erkennen.

Eingehende Befunde über die spätembryonale und früh post-embryonale Entwicklung der Hinterextremitäten fehlen. Eigene Untersuchungen erbrachten lediglich ein länglich ovoides Knorpelstück im subkutanen Bereich der hinteren Extremität, wobei es sich vermutlich bereits um das einheitliche, später verknöchernde Hüftbeinrudiment handelt.

Reihenuntersuchungen an halbwüchsigen bis ausgewachsenen Exemplaren von *Balaenoptera physalus* (Abel 1907), von *Balaenoptera acutorostrata* (Heyerdahl 1973), von *Phocoena phocoena* (van Bree 1973) und von *Physeter macrocephalus* (eigene Befunde) haben grundsätzlich zu gleichen Ergebnissen geführt: Während der Spätentwicklung besteht der hintere Extremitätengürtel im wesentlichen nur noch aus jederseits einem stabförmigen weitgehend verknöcherten Element, das sich in ventrolateraler Lage in der Muskulatur des Genitalbereiches fast parallel zur Längsachse des Körpers erstreckt. Dieses Element, das keinerlei Verbindung zur Wirbelsäule hat, hat sich aufgrund eines anatomischen Vergleichs mit dem abgestuft rudimentären Beckenknochen und Extremitäten von fossilen und rezenten Sirenen als ein Verschmelzungsprodukt aus Ilium, Ischium und Pubicum erwiesen (Abel 1907). Obwohl grundsätzlich, wie gesagt, stabförmig, ist die Form durch verschiedenerlei Krümmungen, Kanten und Höcker im Detail sehr variabel. Mit diesem bis maximal 50 cm (Finnwal) langen Knochen ist in einem Teil der Fälle ein kugelförmiges bis ovoides erheblich kleineres Knorpel- oder Knochenstück ligamentös verbunden, das Femurrudiment.

Heyerdahl (1973) setzt bei subadulten bis adulten Zwergwalen die Länge der Beckenrudimente in Beziehung zur Körperlänge, wobei sich ergibt, daß bei einer Verdoppelung der Körpergröße sich die Länge der Hüftbeine nahezu versechsfacht, also letztere ein stark positiv allometrisches Wachstum zeigen. Bei einer Übertragung seiner Werte in das doppeltlogarithmische System läßt sich überschlagsweise eine Allometriekonstante von ca. 2,75 bestätigen. Eine exakte Auswertung der betreffenden Messungen beim Pottwal führt zu einer Allometriekonstanten von 1,38 bei den Weibchen und von 0,95 bei den Männchen. Es liegt hier also nahezu isometrisches bis

deutlich positiv allometrisches Wachstum vor. Da davon auszugehen ist, daß nach der ersten Anlage der Hinterextremitäten durch ein offensichtlich negativ allometrisches Wachstum eine weitgehend frühe Rudimentation erfolgt, muß es während embryonaler oder aber postembryonaler Entwicklungsstadien zu einem starken Allometriesprung in positiver Richtung kommen.

Man könnte also aus dem positiv allometrischen Wachstum der Hüftbeine der Wale während spätererer Entwicklungsphasen folgern, daß die Rudimente nicht völlig funktionslos sind. Wie bereits erwähnt, dienen diese Skelettelemente als Insertionsfläche vor allem für den Musculus ischiocavernosus (M. erector penis) des Männchens und für den Musculus erector clitoridis des Weibchens. Dabei scheint die Größe der Skelettelemente von wesentlicherer Bedeutung zu sein als eine im Detail festgelegte Form.

Aufgrund funktionsbezogener Unterschiede zwischen dem Musculus erector penis und dem Musculus erector clitoridis würde man außerdem einen Geschlechtsdimorphismus hinsichtlich ihrer Ansatzfläche der Hinterbeinrudimente vermuten. Einen derartigen Geschlechtsdimorphismus glauben manche Autoren auch in ihrem Material erkennen zu können (Hosokawa 1951; Omura et al. 1971); Berzin 1972; Heyerdahl 1973; van Bree 1973; De Smet 1975). Ebenso deutet sich in dem dieser Arbeit zugrundeliegenden Pottwalmaterial zumindest ein Größenunterschied zwischen weiblichen und männlichen Rudimenten an, der sich aber nicht eindeutig beweisen läßt. Allerdings läßt sich anhand dieses Materials die Aussage Berzin's (1972), die Knochen der Männchen seien "almost twice as large as those of the females", widerlegen.

Danksagung

Diese Arbeit ist auf Anregung von Herrn Prof. Dr. N. Peters entstanden, und ich möchte Herrn Prof. Dr. N. Peters an dieser Stelle für die zahlreichen Ratschläge und die Betreuung während der Durchführung der Arbeit danken. Ich danke Herrn Dr. P. J. H. van Bree für die kritische Durchsicht des Manuskriptes. Weiterhin danke ich Herrn K. H. Siemers, Vorsitzender der „Hamburgisch Wissenschaftliche Stiftung", für die finanzielle Unterstützung, die mir den notwendigen Aufenthalt auf Madeira ermöglichte.

Zusammenfassung

Bei den Mystacoceti und den Odontoceti ist der hintere Extremitätengürtel ähnlich stark reduziert. Die beiden relativ kleinen stabförmigen, vorwiegend knöchernen Beckenrudimente liegen frei in der Rumpfmuskulatur, jeweils seitlich des Urogenialtraktes und zeichnen sich durch erhebliche Form- und Größenvariabilität aus.

Während die Beckenknochen der Zahnwale im allgemeinen noch etwas stärker reduziert sind als die der Bartenwale, ähnelt das Becken des Pottwals mehr dem der Bartenwale. Es läßt sich ebenfalls noch in einzelne Abschnitte (Ilium, Ischium, Pubicum) aufgliedern. Außerdem findet sich häufig ein anhängender kugelförmiger bis ovoider Femurrest.

Trotz erheblicher Streuung besteht beim Pottwal eine deutliche Relation zwischen Körper- und Beckenwachstum. Bei subadulten bis adulten Männchen verläuft das Längenwachstum des Beckenrudimentes nahezu isometrisch, bei den dazugehörigen Weibchen sogar deutlich positiv allometrisch in bezug auf die Körpergröße. Dieser Unterschied ist allerdings statistisch nicht signifikant; ebenso besteht kein auffälliger Geschlechtsdimorphismus hinsichtlich der Gestalt der Rudimente.

Im frühembryonalen Stadium werden äußerlich sichtbare Beinanlagen angelegt, die aber noch vor dem Erscheinen erster Skelettelemente rückgebildet werden. Das bedeutet, daß nach der ersten Anlage des hinteren Extremitätengürtels zunächst ein negativ allometrisches Wachstum einsetzt. Wahrscheinlich auf postembryonalem Stadium erfolgt ein starker Allometriesprung in positiver Richtung.

Summary

The rudimentary hind limbs of the Sperm Whale (Physeter macrocephalus Linnaeus, 1758), its variability and allometry of growth

The hind limbs of both the Mystacoceti and Odontoceti are fairly equally reduced. The two relatively small rudimentary pelvic bones are suspended in the muscular tissue, unattached to the vertebral column, one on each side of the urogenital tract. Their size and shape are unusually variable.

Generally the pelvic bones of the Odontoceti are more reduced than those of the Mystacoceti, whereas the rudiment of the Sperm Whale sometimes shows a similarity of form to the pelvis of the Mystacoceti. This configuration allows for classification (ilium, ischium, pubicum). In many cases the pubicum can be seen clearly but it is always the most reduced one of the three elements. In the reference bone material there is no trace of an acetabulum. Sometimes femur rudiments are found, mostly near the hind end, which are porously ossified or just cartilaginous.

With regard to configuration there appears to be no difference between males and females.

In spite of a certain variability there is an obvious relation between the body length and the length of the pelvic bone. Whereas the bones of males show a negative allometric or almost isometric growth, the bones of the females seem to increase more quickly since they grow positivly allometric.

In the early embryological phase external hind limbs are extant which however recede beforge the skeleton begins to form. Hence it may be inferred that, after the first anlage of the hind limbs, there is an early rudimentation because of an obviously negative allometric growth, and there must be an allometric angle during the late embryonic or postembryonic stage into positive direction.

Literatur

Abel, O. (1970): Die Morphologie der Hüftbeinrudimente der Cetaceen. Denkschr. kais. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Kl. **81**, 139—195.

Berzin, A. A. (1972): The Sperm Whale. Israel Progr. Scient. Transl.

Bree, P. J. H. van (1972): On the length and weight of the pelvic bones in the Harbour Porpoise, *Phocoena phocoena* (Linnaeus, 1758) in relation to age and sex. Lutra **15**, 8—12.

Darwin, Ch. (1872): The Origin of species. 2nd. ed. London: Oxford Univ. Press.

Deinse, A. B. van (1931): De fossile en recente Cetacea van Nederland. I—II, 1—304, Diss. Utrecht. Amsterdam: H. J. Paris.

— (1954): The pelvic bones of *Physeter macrocephalus*. Zool. Med. **33**, 25—32.

Green, F. R. (1972): Observation on the anatomy of some Cetaceans and Pinnipeds. In: Ridgway, S. H., Mammals of the sea. Illinois, USA: Springfield.

Grieg, J. A. (1904): Bidrag til kjendskaben om *Mesoplodon bidens*. Sow. Bergens Mus. Aarbog. **3**, 34—35.

Harrison, R. J. (1969): Reproduction and reproductive organs. In: Andersen, H. T., The biology of marine mammals. **8**, 253—295. New York and London: Acad. Press.

Heyerdahl Jr., T. (1973): Sexual dimorphism and age criteria in the pelvic bones of the Mink Whale, *Balaenoptera acutorostrata* Lacépède. Norw. J. Zool. **21**, 39—43.

Hosokawa, H. (1951): On the pelvic cartilages of the *Balaenoptera* foetuses, with remarks on the specifical and sexual difference. Sci. Rep. Whales Res. Inst. Tokyo **5**, 5—15.

— (1955): Cross-section of a 12 mm Dolphin embryo. Sci. Rep. Whales Res. Inst. Tokyo **10**, 1—68.

Jonsgärd, A. (1969): Age determination of marine mammals. In: Andersen, H. T., The biology of marine mammals. **1**, 1—28. New York and London: Acad. Press.

Nickel, R.; Schummmer, A.; Seiferle, E. (1960): Lehrbuch der Anatomie der Haustiere. I u. II. Berlin und Hamburg: Paul Parey.

Nishiwaki, M.; Yagi, T. (1954): On the age-determination method of the toothed whale by the study of the tooth Sci. Rep. Whales Res. Inst. Tokyo **5**, 399—404

Nishiwaki, M.; Ohsumi, S.; Hibiya, T. (1958): Age study of Sperm Whale based on reading tooth laminations. Sci. Rep. Whales Res. Inst. Tokyo **13**, 135—153.

Ogawa, T. (1953): On the presence and disappearance of the hind limb in the Cetaceans embryos. Sci. Rep. Whales Res. Inst. Tokyo **8**, 127—132.

Ogawa, T.; and Kamiya, T. (1957): A case of Cachalot with protruded rudimentary hind limbs. Sci. Rep. Whales Res. Inst. Tokyo **12**, 197—208.

Omura, H.; Nishiwaki, M.; Kasuya, T. (1971): Further studies on two skeletons of the Black Right Whale in the North Pacific. Sci. Rep. Whales Res. Inst. Tokyo **23**, 71—81.

Perrin, W. F. (1972): Variations and taxonomy of Spotted and Spinner Porpoises (genus *Stenella)* of the Eastern Tropical Pacific and Hawaii, I—XXI, 1—490, (unpubl. thesis, Los Angeles).
Peters, N. (1938): Der neue deutsche Walfang. Dt. Naut. Z. Hamburg: Verlag Hansa, Carl Schroedter.
Sinclair, J. (1962): An early Dolphin embryo *(Stenella caeruleoalba)* in serial sections. Sci. Rep. Whales Res. Inst. Tokyo **16**, 83—87.
Slijper, E. J. (1936): Die Cetaceen, vergleichend-anatomisch und systematisch. Capita Zoologica 6 u. 7, 1—590.
— (1962): Whales. London: Hutchinson & Co.
Smet, W. M. A. De (1975): On the pelvic girdle of Cetaceans of the genus *Mesoplodon* Gervais, 1850. Z. Säugetierkunde **40**, 299—303.
Struthers, J. (1881): Bones, articulations and muscles of the rudimentary hind limb of the Greenland Right-Whale *(Balaena mysticetus)*. J. Anat. Phys. **15**, 141—174, 301—321
— (1893): On the rudimentary hind limb of a great Fin-Whale *(Balaenoptera musculus)* in comparison with those of the Humpback Whale and the Greenland Right-Whale. J. Anat. Phys. **27**, 291—335.

Anschrift der Verfasserin: Dipl.-Biol. Petra Deimer, Zoologisches Institut und Zoologisches Museum, Martin-Luther-King-Platz 3, D-2000 Hamburg 13

On former and recent strandings of cetaceans on the coast of the Netherlands

By P. J. H. van Bree

Receipt of Ms. 18. 5. 1976

The Dutch zoologist Dr A. B. van Deinse published during his long life a large number of reports on cetaceans stranded on the coast of the Netherlands. In these reports at first strandings were enumerated and discussed, which occurred over longer periods (van Deinse 1931, 1946); later on he published yearly reports till his death in 1965. Then for a few years no yearly stranding lists were compiled until, at the end of 1969, the present author in close cooperation with Dr A. M. Husson of the Rijksmuseum van Natuurlijke Historie at Leiden started again to gather all the data concerning stranded whales and dolphins. At present three bi-annual reports on stranded cetaceans have been published (Husson and van Bree 1972, 1976; van Bree and Husson 1974), covering a period of six years. This period is long enough to take the data together (see table 1), to compare them with the data of similar periods in the past (see table 2), and to discuss the differences.

As stated already, stranding records from the Netherlands are available for a long time but to obtain comparable periods we have taken the ones given in table 2 (viz. 1931—1936, 1950—1955, 1970—1975). It was only after 1931 that van Deinse had a good reporting system organized. To avoid the difficulties caused by World War II (e. g. beaches closed to visitors) and the little interest in strandings during the

Z. Säugetierkunde 42 (1977) 101—107
© 1977 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7